

蝗卵的研究 IV. 浸水对于蝗卵胚胎发育和死亡的影响

欽俊德 郭 鄂 翟啓慧 沙槎云

(昆虫研究所)

一、引言

东亚飞蝗常生长在湖滨、已干涸的河道、沿海边等长着禾本科杂草的低洼荒地；这些地方也就成为它们的产卵场所。蝗卵在产入土中之后须经一定时间方始孵化；夏蝗所产卵在自然情况下须经12天以上的孵育时间，秋蝗卵在越冬时在土中常长达7—8个月。蝗区每当雨季或湖、河的水位上涨时其有卵的地区常被淹没，使蝗卵在水中经过长短不一的时间，然后水退。在苏联南部有亚洲飞蝗发生的地区也常有类似的情形，苏联学者有的认为这是影响次年蝗虫发生数量的重要因素^[7]。蝗卵是否能在水中生活？能生活多久？何种因素能影响蝗卵在水中时的死亡率？曾浸水的蝗卵当环境条件恢复正常时其胚胎发育和孵化与未浸水的有何区别？这些问题在蝗虫的生态学和对蝗虫发生的预测方面均有重大的意义。我们自1953年开始，在蝗区自然环境中和在实验室进行了一系列的试验观察，本文报告其结果。

二、材料与方 法

所用的材料均采自洪泽湖、微山湖等蝗区东亚飞蝗的蝗卵，或由其所孵出蝗虫经过饲养后所产下的卵块。关于在室内和野外饲养的方法，在我们以前的工作中均有过说明^[1,3]，蝗卵在用于试验前其胚胎发育期按以前工作所述标准查明^[1]。试验中的各项处理将在以下有关各节中叙述。

三、试验和结果

(一) 浸水期内和浸水期后的蝗卵胚胎发育

Remaudiere 首先记录飞蝗 *L. migratoria gallica* 卵块在较高温度浸水时蝗卵可以进行胚胎发育^[4]。Slifer 在研究 *Melanoplus* 卵的卵包膜性质时，也见到部分浸在快绿等染料中的蝗卵可进行胚胎发育，但比放在潮湿砂土中或湿滤纸上时慢^[5]。Шумоков 和 Яхимович 观察亚洲飞蝗 *L. migratoria* 卵在水中发育的情形^[7]；和 Remaudiere 一样，他们也见到休眠已结束的蝗卵在水中能完成胚胎旋转或胚胎的顺向移动，所经时日与在湿滤纸上的相当。但是，发育到晚期的胚胎在水中，大都死亡，不能裂破卵壳而孵出。在本工作中我们用 30℃ 恒温孵育到不同天数的卵块，以其卵粒的半数作为对照，以其他半数在温度为 30℃ 的水中浸至 5 天或 10 天，取出后观察其胚胎发育的进展程度，再放在湿滤纸上在 30℃ 孵

育。浸水在盛有自来水的培养皿中进行,卵粒离水面为 2.0—2.5 厘米。作为对照的卵粒当从卵块中分出后便放在湿滤纸上在 30℃ 孵育。分别记载各组卵粒孵化的日期,从而计算各组卵粒(未死亡的)在水外孵育时平均所需日数,与作为对照的比较,并且用漂白粉溶液溶去卵壳,观察蝗卵在浸水前后的胚胎发育期,以确定不同发育期蝗卵在水中的发育进展情形和经浸水后的影响。结果列为表 1。

试验结果表明无论原在何种发育期的蝗卵,在水中均可以进行胚胎发育,但发育进展的程度有显著的个体差异,一部分甚至于几乎仍停留在原阶段。在试验中我们见到原在发育初期的卵在水中常可破裂,这时浆膜表皮尚未形成,原有的卵壳较为脆弱,不足以阻挡过多水分进入卵中。但未破裂的原在发育初期的卵也有在浸水的情况下产生浆膜表皮,在进行胚胎发育时可因摄取水分而膨胀。这些浸于水中的卵,其胚胎的生长发育十分显著,例如原经在 30℃ 孵育 1 天的蝗卵在后端只含有形状极小的胚盘,这种卵在水中经过 5 天后有的胚胎已形成了附肢,并已进行反向移动,经过 10 天后有少数卵,其胚胎竟可完成顺向移动。试验的结果表明原在发育初期的蝗卵在浸水期间胚胎发育一般较有明显的进展,这可能是由于它们此时呼吸量较低,水中所溶有的氧已能满足其呼吸的用处之故。

我们见到在水中已完成了胚胎发育的蝗卵,由于浆膜表皮的变薄而卵包膜削弱,稍一触及即可破裂(有时自行破裂),但由其中分出的胚胎在水中只能蠕动,并且其胚胎表皮常不能蜕去。它们在水中即遭溺毙,与经在空气中孵出后复落入水中的幼蛹不同。它们的体壁表面都显呈一定程度的嫌水性,但后者的气管已为空气充满,活动增强,落入水中不易淹死。

由表 1 可以看到浸水组蝗卵在水外完成发育平均所需的日数与对照组的差异,原在发育初期的蝗卵浸水 5 天或 10 天后在水外完成发育所需的总日数已经缩短,这表明它们在水中已进行胚胎发育,但其速度可比在水外的慢。浸水对于这类蝗卵在回复到适宜环境中时发育的影响不很明显。表中还表明浸水 5 天时原在第 6 天孵育期以前的卵有如此现象,当浸水 10 天时只有原在第 1 天和第 2 天孵育期的才有如此现象。相反,原在其他孵育期的蝗卵在浸水时虽可从胚胎形态上看出发育有所进展,但在水外完成发育期所需的总日数比对照组的延长(原经孵育 9 天浸水 5 天的一例除外),这说明浸水后的蝗卵当其回复到正常环境孵育时其胚胎发育受到影响,并且浸水日数愈长时这种影响也愈大。

据我们的观察,东亚飞蝗的卵无休眠现象,初产卵在温度适合时能一直发育到幼蛹孵化,中间不会停歇^[1]。我们在试验中见到有些浸水日期较长而仍活的蝗卵当回复到正常环境中时,有一部分其孵化日期可以大为延长。图 1 表明经在几种不同温度的水中浸 30 天后蝗卵的孵化情形。(甲)的蝗卵为产后在 30℃ 孵育 6 天后才浸水的,水温为 3℃,浸水至 30 天检查其胚胎均在发育期Ⅰ,经在 30℃ 湿滤纸上孵育结果,见其有 46.9% 能孵出幼蛹,此能孵化的卵中有 83% 是在孵育到 9—12 天孵化的,其余的 17% 孵化期延长,一直到 126 天孵化方告完毕。(乙)的蝗卵和(甲)的一样,浸水时间的水温变化自 15°—18℃,浸水 30 天后检查其胚胎多数在发育期Ⅳ,也有一部分在发育期Ⅰ。经在 30℃ 湿滤纸上孵育结果,只见其有 9.7% 能孵出幼蛹,此能孵化的卵中有 74.2% 是在孵育到 11—15 天孵化的,其余的 25.8% 孵化期也延长,直到 107 天孵化方告结束。(丙)的蝗卵原在

表 1 蝗卵在水中的胚胎發育及浸水對於發育速度的影响

浸水开始时的 蝗卵发育期*	浸水日数	对 照 组		浸 水 组		
		孵化卵总数	完成发育平均 所需日数	孵化卵总数	水外完成 发育平均 所需日数	浸水前后的胚胎发育程度。
1	5	66(2)+	13.62	27	11.96	浸水前胚盘在卵后端；浸水毕有些卵胚胎已形成附肢，并在反向移动之中。
	10	135(5)	15.17	25	12.96	浸水前与上同；浸水毕有极少数卵的胚胎已完成顺向移动。
2	5	98(4)	13.87	44	12.92	浸水前胚盘在卵后端；浸水毕有的已大量吸水，胚胎在轉旋中或已完成轉旋。
	10	56(2)	16.14	9	15.78	浸水前与上同；浸水毕有些卵已完成顺向移动。
3	5	57(2)	13.60	54	13.11	浸水前胚胎细长，附肢未形成；浸水毕胚胎已长大，附肢明显。
	10	28(2)	14.14	5	15.00	与上大致相同，浸水毕胚胎的附肢已形成，但未分节。
4	5	87(3)	14.12	85	13.83	浸水前胚胎体形细长；浸水毕头部宽度增加，附肢明显。
	10	167(5)	15.27	102	15.53	与上大致相同，浸水毕胚胎宽大，已在完成反向移动的时期。
5	5	82(3)	14.50	77	14.42	浸水前胚胎狭长；浸水毕胚胎宽大，并在轉旋前的时期。
	10	101(3)	14.88	52	15.96	浸水前与上同，浸水后有的已完成胚胎轉旋。
6	5	154(5)	14.06	154	13.99	浸水前胚胎短阔，复眼未现色素；浸水毕有的胚胎已在轉旋，复眼紅色。
	10	179(6)	14.41	79	14.70	与上大致相同。
7	5	98(3)	14.75	82	16.39	浸水前胚胎已完成轉旋，約占卵长的一半；浸水毕胚胎占卵全长。
	10	90(4)	15.50	95	16.62	与上大致相同。
8	5	128(4)	14.52	80	15.59	浸水前在顺向移动中，占卵长的一半；浸水毕胚胎已完成顺向移动。
	10	75(3)	14.35	33	15.36	与上大致相同。
9	5	129(4)	14.61	137	14.56	浸水前胚胎近乎占全卵长；浸水毕仍在此发育期。
	10	138(4)	14.42	111	14.46	与上大致相同。
10	5	136(4)	13.32	103	14.85	浸水前胚胎色素少，浆膜表皮较厚实；浸水毕色素增加，浆膜表皮变薄易破。
	10	103(3)	15.30	70	16.06	与上大致相同。
11	5	104(3)	14.24	19	15.26	浸水前后胚胎外形区别不大；浸水毕卵在水中极易破裂。

* 相当于蝗卵产后在 30°C 恒温中发育的日数。

† 括号内数字指所用卵块数。

30℃ 孵育到 6 天左右开始浸水, 在温度为 15—21℃ 的水中 30 天后检查其胚胎极多数在 X 期。經在 30℃ 湿滤紙上孵育結果, 能孵化的占总卵数 65.3%, 孵化的高峯在孵育第

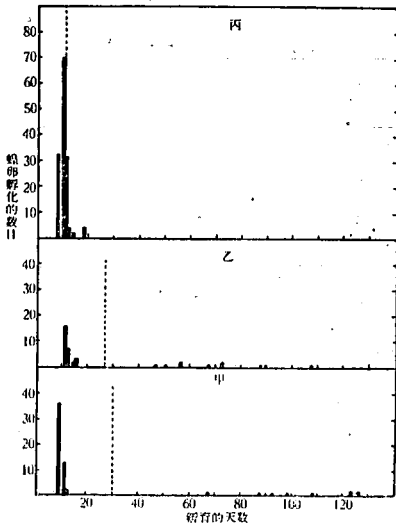


图 1 蝗卵浸水后在 30℃ 的适宜环境中幼蛹的孵化

甲、在 3℃ 水中經 30 天, 浸水后卵胚胎在 X 期, 130 个卵, 孵化率 46.9%; 乙、在 15—18℃ 水中經 30 天, 浸水后卵胚胎在 X 和Ⅱ期, 390 个卵, 孵化率 9.7%; 丙、在 15—21℃ 水中經 30 天, 浸水后卵胚胎在 X 期, 219 个卵, 孵化率 65.3%, 虚线指出幼蛹孵化平均所需的日数

10 天, 占能孵化总数的 49%, 但孵化延长的日数较短, 到第 18 天已孵化完毕。这种观察結果表明浸水 1 个月的蝗卵在回复到温度比較高的适宜环境中时孵化晚的可比孵化早的延迟到数月之久。經检查胚胎发育期見到这种能如此延迟孵化的卵, 其胚胎常在完成反向移动阶段, 或在轉旋之前阶段。蝗科昆虫的卵当有休眠現象时, 常当胚胎在完成反向移动时滯留; 东亚飞蝗的卵虽无休眠現象, 但在这种孵化期大为延迟的例子頗能使人把它們与休眠卵做比拟, 这是一个极饶兴趣的現象。

上面的观察結果說明: 1. 胚胎发育期在各种不同阶段的蝗卵在水中只要温度适合均能繼續进行发育, 但由于个体差异, 也可有一部分在水中不发育或发育极慢。2. 原在孵育初期的蝗卵在水中較原在孵育中期或晚期的胚胎发育进展較快, 但和在水分适量处孵育的蝗卵比較时发育都較慢。3. 胚胎发育已告完成的蝗卵在水中虽可因卵包膜的破裂而孵出, 但一般难以蛻去胚胎表皮, 并且活动能力弱, 在水中易遭溺毙, 极少有成活的可能性。4. 浸水对蝗卵的不良影响, 常表現于当尚未死亡的蝗卵回复到水外

孵育时需要較长的時間方能孵出幼蛹, 浸水時間愈长时这种影响也愈明显。

(二) 浸水期长短对蝗卵死亡率的影响

蝗卵浸于水中的時間愈长, 它們的死亡率便愈高; 因此, 按理在实际上应有这样的一段时间, 即蝗卵在水中經過此段時間后便全告死亡。我們臆断这段时间的长短必定受到水的温度、水中的气体含量、以及蝗卵本身的发育期等因素的影响。Remaudiere 的試驗証明 *L.migratoria gallica* 的卵在休眠时在室温(10—12℃) 浸水可經 210 日不死, 在 30℃ 浸水可經 60 天不死。为了查明东亚飞蝗当浸水時間延长时蝗卵死亡的情形和蝗卵在浸水时能在水中生活的最長時間, 我們曾在蝗区自然环境中和在實驗室中进行了一系列的試驗, 其結果如下。

首先我們初步观察了不同发育期蝗卵在實驗室条件下浸水后孵化或死亡的情形。所用的卵块均由在养虫箱中飼养成的成虫产入深为 6—7 厘米, 直径为 16—20 厘米內盛砂土的玻缸中的, 产有卵块的玻缸在浸水前在 30℃ 恆温箱中孵育到不同的日数, 然后注入自来水, 使缸中的砂土完全浸沒, 并在缸上用玻板盖沒以防水分蒸发。此种玻缸或放在恆温箱中, 或放在室温中, 經過不同的日数后先用吸管吸干水分, 然后蒸发使土中含有适量水分, 再放在恆温箱或室温中孵育, 記載其能否孵出幼蛹。結果表明: 原在 30℃ 孵育 5 天的卵块在 30℃ 恆温和 20—25℃ 室温分別浸水 10 天和 21 天, 以及原在 30℃ 孵育 8—10

天、10—12 天在 13—20℃ 室温分別浸水 65 天和 53 天均可孵出幼蝻; 初产卵在 20—25℃ 室温浸水 30 天, 以及無論是初产卵, 或发育到中期卵在 15℃ 以上到 30℃ 浸水 165 天以上的便无幼蝻孵化。

表 2 和表 3 列出胚胎发育到中期和晚期的蝗卵, 在 25—30℃ 和 28℃ 等較高温度下浸水至不同日数孵化或死亡的情形。此一观察系将卵块在浸水完毕时从湿土中取出, 并从其中选出外形完整的(因有一部分敗坏或显然已死亡, 在检查时此部分捨去), 在舖有湿滤紙培养皿中在 30℃ 恆温孵育, 每日記載其能孵出幼蝻的卵数, 由此計算其孵化百分率。結果表明在此情况下胚胎发育到中期的蝗卵浸水到 18 天时其完整卵尚有 17.5% 能孵化, 到 25 天时便全部死亡, 胚胎发育到晚期的卵浸水到 11 天时尚有极少部分(0.4%) 能孵化, 而浸水到 13 天时便完全死亡, 說明前者的卵在水中能生活到較长的时间。

表 2 胚胎發育中期的蝗卵在水中經不同日数后的孵化情形 (水温: 25—30℃)

浸水开始时的蝗卵发育期*	卵 块 数	浸 水 日 数	檢驗卵粒数目	孵化百分率
7, 8	5	7	156	44.8
6	7	18	40	17.5
5	5	25	133	0
6	5	35	104	0
6	8	64	50	0

* 相当于蝗卵产后再 30℃ 恆温中发育的日数。

表 3 胚胎發育晚期的蝗卵在水中經不同日数后的孵化情形 (水温: 28℃)

浸水开始时的蝗卵发育期*	卵 块 数	浸 水 日 数	檢驗卵粒数目	孵化百分率
8, 9, 10	5	3	377	60.0
10	7	5	410	80.0
10	4	7	190	46.3
10	5	9	220	27.3
10	5	11	265	0.4
9, 10	6	13	299	0
9, 10	6	15	242	0
9, 10	8	17	325	0
9, 10	8	19	302	0

* 相当于蝗卵产后再 30℃ 恆温中发育日数。

这些初步的观察很明显地証实浸水时的水温和蝗卵胚胎发育期对于蝗卵死亡率的影響。試驗結果表明胚胎发育到中期的卵在水中能生活到較长的时间和高温能加速卵在水中的死亡。为了查明温度对蝗卵死亡影响的程度, 我們以高为 12 厘米, 直径为 10 厘米的玻璃缸盛着砂土, 放置在养虫箱中使飞蝗将卵块产入其中。此种产有卵块的玻璃缸在 30℃ 恆温中放置 6—7 天, 使蝗卵进行胚胎发育, 直到中期。然后在各玻璃缸中徐徐加水使砂土完全浸沒, 玻璃缸加盖以防水分蒸发。将此种玻璃缸置于不同温度中經 30 天, 然后将其卵块取出, 选择各卵块中外形完整的卵粒, 分組放在湿滤紙上在 30℃ 孵育, 并記載各組所孵出的幼蝻数。表 4 列出 2 次試驗的結果。第 1 次試驗表明在 24—28℃ 的温度浸水 30 天只能有极少数的卵能孵化, 当温度在 30℃ 以上时便全部死亡。第 2 次試驗結果表明在 20—26℃

表 4 蝗卵在不同温度浸水 30 日后的孵化情况

水温范围(°C)	卵 块 数	浸水开始时的 蝗卵发育期*	检验卵粒数目	在30°C中卵的孵化		孵化百分率
				孵化盛期	孵化延續	
2—3	4	6—7	164	7—9天	124天	37.2
15—18	18	6—7	819	9—12天	105天	12.6
21—24	8	6—7	462	10—11天	103天	35.5
24—28	15	6—7	569	9天	9天	0.2
32—36	7	6—7	234	—	—	0
11—15	4	7—8	230	7—8天	8天	42.6
15—21	5	7—8	335	7—10天	18天	34.7
20—26	4	7—8	246	—	—	0
26—31	4	7—8	44	—	—	0

* 相当于蝗卵产后在 30°C 恒温中发育日数。

的温度浸水30天已足使蝗卵全部死亡。此种差异可能是因所用蝗卵对于不良环境的适应能力有所不同所造成。在初步观察中,我們見到原在 30°C 孵育到第 5 天的蝗卵,在温度为 20—25°C 的水中浸水 21 天尚能有少数幼蛹孵化,这意味着在接近 30°C 的水中浸水到 1 个月可能是东亚飞蝗蝗卵能生活的最高限度。反之,在温度較低的情况下蝗卵能忍受較长时间的浸水,例如我們在初步观察中見到在 30°C 孵育到第 5 天的蝗卵在温度低于 20°C 的水中浸水到 65 天后仍可有一部分未死亡。

在野外自然环境中我們于 1953 年和 1954 年曾分別在微山湖西岸江苏銅山县和东岸山东薛城县蝗区进行蝗卵浸水試驗。1953 年夏季在湖滨先挖成深浅不同的水坑;坑寬 1 米,长 4 米;水的深度有 100 厘米、80 厘米、60 厘米、40 厘米、20 厘米 5 种。試驗所用的卵块由在当地采集所飞蝗所产。先在养虫籠底下放置盛有当地土壤的竹制容器,其直径和高各为 16 厘米,蝗虫产卵便产入容器內的土壤中。如此获得的卵块在籠外借夏季的温度孵育到一定天数,然后連竹制容器放入水坑中。該年秋季并在湖內浸水,用直径为 26 厘米、高为 30 厘米的瓦缸代替竹制容器。在 1954 年的試驗中也按上法使蝗虫的卵块产入瓦缸的土中,瓦缸的直径为 28 厘米,高 22 厘米(图 2),并在一条流入微山湖的小河中浸水。浸水的蝗卵在水中經過长短不等的時間,然后将容器从水中取出,放在地面使容器中土壤的湿度回归正常,这时借着或等待自然环境中适宜于胚胎发育的温度进行孵育,并观察各容器中能否孵出蝗蛹;当其不能孵出时傾出容器中的土壤,检查其中蝗卵是否确已死亡。所用卵块数共 800 块以上。

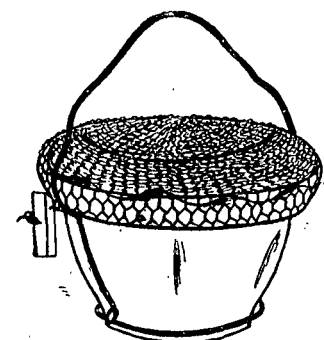


图 2 在蝗区浸水試驗所用的瓦缸

表 5 列出 1953 年和 1954 年夏季在水坑和小河中进行浸水的結果。試驗在 6、7、8 三个月中进行,当时的气温在中午为 25—35°C,坑內水温自 21—34°C。由此可見夏

蝗所产卵在上述情况下浸水,水深自 0.2—1.0 米,經 30 天以上便全部死亡。

表 6 列出在湖中浸水的結果。試驗在 1953 年 7—8 月及 10 月至次年 5 月中进行,第二批蝗卵产下后在孵育期的气温在中午平均为 25°C 左右,湖水温度在整个試驗中为 4°

—25℃。由此可見秋蝗所产卵在水中經 1 月仍可孵化, 浸水延长到明春, 水退后仍可有部分蝗卵孵化。

表 5 1953—1954 在微山湖边以不同發育期蝗卵浸水 30 天后的結果

浸水处	年 月	水深(厘米)	蝗卵在浸水前的 孵育天数*	卵 块 数	浸水后有无孵化 +=有; -=无
湖边用人 工挖成的 水坑中	1953, 6—8	100	1—5	8	—
			5—10	7	—
			10—14	12	—
	1953, 6—8	80	1—5	8	—
			5—10	10	—
			10—14	15	—
	1953, 6—8	60	1—5	11	—
			5—10	12	—
			10—14	18	—
	1953, 6—8	40	1—5	8	—
			5—10	15	—
			10—14	10	—
流入湖的 小河流中	1953, 6—8	20	1—5	9	—
			5—10	10	—
			10—14	13	—
	1954, 7—8	80	2—5	9	—
			5—8	9	—
			7—12	9	—
	1954, 7—8	40	1—5	10	—
			3—6	9	—
			6—11	6	—

* 此系在当时的气温条件下(微山湖 7 月份每日的平均温度 1953 年和 1954 年分别为 29° 和 25°C) 卵产入容器內土中后所經天数。据 1953 年对于当时其他卵块的观察, 产卵后經 15 天能孵出跳蝻。

表 6 1953—1954 年在微山湖內以不同發育期蝗卵浸水的結果

年 月	湖水深(厘米)	蝗卵在浸水前的 孵育天数*	卵 块 数	浸水天数	浸水后卵块的 死亡百分率
1953, 7—8	160	1—5	50	30	100
		5—10	48	30	100
		10—14	66	30	100
1953, 10至1954, 5	自160下降为10	1—5	31	240	50
		5—10	59	240	80
		10—14	67	240	60

* 此系在当时的气温条件下(微山湖 1953 年 7 月和 10 月的每日平均温度分别为 29° 和 19°C) 卵产入容器的土中后所經天数。

表 7 列出 1954 年夏季在湖旁河中(此河叫大沙河, 試驗地点离湖水約 800 米)浸水試驗的結果。小河在 6—7 月份水温变迁的范围自 24°C 到 30°C。这表明蝗卵在夏季浸水, 若为期短暫, 其中可以有一部分卵不致死亡。

在 1954 年曾收集微山湖滨飞蝗, 在 1953 年秋季所产下的越冬卵块, 在 5 月初旬放入

表 7 1954 年 7—8 月在微山湖边小河中以不同發育期蝗卵浸水的結果

蝗卵在浸水前的 發育天数*	卵 块 数	河水深(厘米)	浸水天数	浸水后卵块的 死亡百分率
1—5	10	5	5	100
5—10	8			0
10—14	7			30
2—5	6	40	15	88
5—8	9			20
2—5	8	80	15	100
6—8	7			0
6—11	14			62.5

* 此系在当时的气温条件下卵产入容器的土中后所經天数(微山湖 1954 年 7 月的每日平均温度为 25°C)。

河中浸水,水深为 40 厘米,到 6 月初旬历时 30 天后取出,在当地气温条件下孵育,見未能孵出跳蝻,經检查見卵块已全部死亡。1955 年 5 月在洪泽湖以越冬的蝗卵浸水,到 6 月中旬止历时 45 天,据检查结果发现卵块也全部死亡。

在野外的試驗中我們注意到經浸水的蝗卵虽可不死亡,但其孵化日期有一定的延迟。例如在 7 月間观察在湖滨所产下的卵块可經 15 天孵化,而在浸水前孵育 5—8 天的卵块經浸水 15 天后取出,須經 22 天方能孵化。

此外,在北京我們也进行了野外的浸水試驗。将在养虫箱中所获得的完整卵块放在置有砂壤土的磁鉄缸中,先在 30°C 中孵育自 3 天至 7 天不等,在 11 月上旬放入一小池塘中,水深約 1 米左右,到次年 7 月中旬和 8 月中旬取出,蝗卵在水中經 9—10 月,水温自冰点以下到 25°C 以上,經检查見卵块已全部死亡。

以上試驗的結果表明:在蝗区自然情况下夏蝗所产卵在 6、7、8 月份浸水,若時間在 1 个月以上的便不能孵化;若浸水期在 15 天左右,蝗卵仍可孵化,但以在发育中期的卵死亡率最低。水的深度也有关系,一般是比較深的死亡率較低。秋蝗所产卵在 9、10、11 月份浸水 1 月,对死亡率的影响极小。在秋季較早浸水的蝗卵在水中可經 8 个月,到次年 5 月間,仍可有半数以上的卵块孵化。但越冬卵块若在次年 5 月間胚胎已开始繼續发育时

表 8 几种蝗虫卵經浸水后的孵化情形

种 类	浸水前在 30°C 恒 温中孵育日数	水温 (°C)	浸水日数	有孵化(+)或卵 已全部死亡(-)
东亚飞蝗 <i>Locusta migratoria manilensis</i>	6	30	60	-
黄脊蝗 <i>Pantaga japonica</i>	25	30	62	-
笨 蝗 <i>Haplotropis brunneriana</i>	30	30	63	-
小 車 蝗 <i>Oedaleus infernalis</i>	61	30	61	+
稻 蝗 <i>Oxya chinensis</i>	21	30	61	+
稻 蝗 <i>Oxya chinensis</i>	21	30	145	-

浸水,經 1 个月即不能孵化。越冬蝗卵如在水中为时較长,并經過夏天比較高的温度时也不能孵化。

飞蝗卵虽在較高温度水中浸到 1 月时不能孵化,但其他蝗类卵即可有較大的耐忍能力。表 8 列出几种蝗类卵經浸水后孵化的情形:飞蝗、黄脊蝗、苯蝗的卵在温度为 30℃ 的水中浸到 30 天后全部死亡,小車蝗和稻蝗的卵在此情况下仍能繼續生存。所以,不同蝗类的卵在較高温度浸水时其存活能力可有所不同。

(三) 不同发育期蝗卵在浸水时生活能力的差异

Remaudiere 記載产后 24 小时的蝗卵在室温浸水和在发育晚期的蝗卵在較高温度浸水时均易死亡^[4]。由我們的試驗結果可以看出不同发育期蝗卵在水中的胚胎发育和死亡率各有不同;为了进一步了解在不同发育期的蝗卵浸水时生活能力的不同,我們在實驗室中进行了如下的試驗:将从养虫箱中所获得的蝗卵在 30℃ 恒温箱中孵育到一定天数;以同一卵块的卵粒,一部分仍在 30℃ 中孵育作为对照组,另一部分放在注有自来水的玻璃培养皿中在 30℃ 浸水,水深約 2 厘米;經 5 天或 10 天后取出,把未破碎的卵粒放在湿润的滤紙上,仍在 30℃ 孵育,記載能孵化的卵粒数,由此計算不同孵育天数經浸水后的死亡百分率。

試驗結果繪成图 3。原在 30℃ 孵育到 12 天以后的蝗卵在水中极易破裂,故在图中不放入。将卵粒从卵块分出在湿润滤紙上孵育时有一部分死亡;試驗表明在原来孵育到第 4 天以前的死亡率較高,最高的可达 39%;在 4 天以后的死亡率較低,多数在 10% 以下。这可能在把卵粒分散时所引起的损伤所致。浸水 5 天后的卵粒表明从孵育 4 天的开始,到孵育第 10 天的为止,卵粒的死亡率一般均不超过 40%,在此孵育期前后,其死亡率均在 60% 以上。浸水 10 天的卵粒同样表明孵育第 4 天到第 10 天的卵粒死亡率較低,一般不超过 70%,但在此前后的卵粒死亡率均超过 80%。我們若把孵育到晚期的卵粒因损伤所造成死亡較少的因素考虑在内时,可以看出原来孵育到 10 天以后的卵粒,其死亡率特別高。

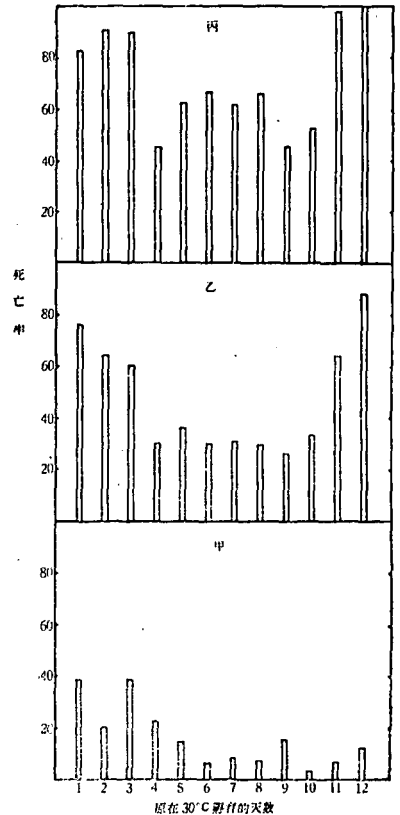


图 3 不同发育期蝗卵在 30℃ 浸水 5 天和 10 天后死亡率的比較

甲、对照(未浸水,在湿润滤紙上孵育);
乙、浸水 5 天; 丙、浸水 10 天

不同发育期的蝗卵在卵包膜的构造上有显著的不同,同时耗氧量的大小也各有异^[2]。当蝗卵在 30℃ 孵育到第 4 天时卵包膜中产生了浆膜表皮,这一次生的保护构造对于蝗卵的耐干能力上有很大的重要性^[3],当孵育到第 10 天以后此层表皮受消化而消弱,其保护作用也減低。本試驗的結果頗与符合。其次,孵育到晚期的蝗卵其耗氧量大为增加,在浸水的情况下由于水中的含氧較低,故易于死亡。由此我們可理解为何在孵育初期和晚期

的蝗卵浸水时其死亡率較在中期的高,而接近孵化的其死亡率最高。

(四) 蝗卵在水中的呼吸作用

关于东亚飞蝗卵在孵育时呼吸量的变化,我們在前文已有叙述。水中的含氧量常因水的深度、温度、和流动情形等不同而有区别;一般来讲,氧在水中的分压常較在空气中的小。因此,蝗卵在水中时在呼吸量方面的变化是很值得我們注意的。作者等在本工作中曾用 Warburg 气压計测定孵育期不同的蝗卵浸水时耗氧量的改变,并与在湿润滤紙上孵育的蝗卵加以比較,今把結果叙述如下。

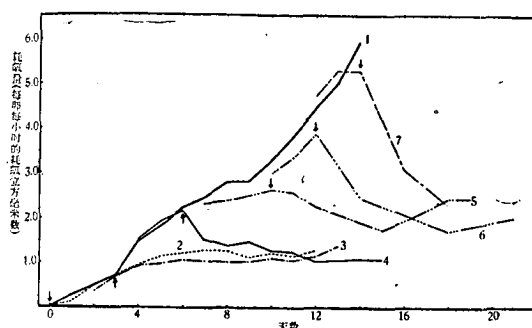


图4 蝗卵在适宜环境中孵育(1)和孵育到一定天数后浸水时呼吸量的改变。2.产卵后当天浸水的;3.在30°C孵育到3天浸水的;4.在30°C孵育到6天浸水的;5.在30°C孵育到10天浸水的;6.在30°C孵育到12天浸水的;7.在30°C孵育到14天浸水的(箭头指出浸水开始的日期)

图4表明不同发育期蝗卵在30°C恒温浸水时耗氧量的改变,所用的蝗卵依在30°C孵育天数的不同,分为产后当天浸水的、孵育到第3天浸水的、到第6天浸水的、到第10天浸水的、到第12天浸水的、到第14天浸水的等6种;所用卵的总粒数依次为260(6卵块)、260(5卵块)、230(7卵块)、200(7卵块)、180(5卵块)、120(4卵块)。由于在浸水期间蝗卵陆续有破裂和死亡,所以在每次测定之间卵粒的数目有所变动。浸水的天数,在最前2种发育期卵依次为12天和10天,孵育到6、10、12天的卵为9天,孵育到14天的卵因卵将孵化,在水中陆续有破裂,所以只浸4天。每一气压計所测定的卵粒数自3到40个不等,但最常用的为10到20个。浸水是在玻璃培养皿中进行的,所用水为自来水,水深为2厘米左右。

試驗的結果指出产后当天浸水的和孵育到第3天浸水的卵,在水中其呼吸量仍能逐日增加,但其数值比在湿润滤紙上孵育的蝗卵低。这同时也說明在孵育初期的蝗卵浸水时胚胎的发育为何能有較多的进展(表1)。孵育到6天和10天的蝗卵浸水后呼吸量下降,孵育到12天和14天的卵浸水后呼吸量下降最大;这也表明浸水对胚胎的发育是有抑制的作用;因此,在孵育中期和晚期的卵浸水后,胚胎发育的进展較为緩慢。从图4可以看出孵育到第10天和12天的蝗卵在浸水后呼吸量先下降,当时間延长又漸上升,这可能表明蝗卵在水中能有适应性,或者胚胎发育已再进行,因而必須消耗較多量的氧气。

图5表明数组孵育天数不同的蝗卵浸水9—10天后取出,重新在湿润滤紙上孵育时呼吸的变化。由此可見無論是在初期、中期和晚期的蝗卵,在浸水时呼吸虽受到抑制,但当从水中取出重行孵育时耗氧量有明显的增加,并且和在将行浸水时的比較可显示較高,

这很可能是卵在水中胚胎发育已有所进展，而在适宜环境中重新开始胚胎发育所有的結果。

此外，我們曾以产后在 30°C 中孵育到 5 天的完整卵块在室温 24—27°C 浸水，在浸水

后 7、14、21、和 30 天取出一部分卵块，选择其中似未死亡卵粒分組測定其耗氧量，結果繪成图 6。从图 6 可以看到蝗卵在此种比較长期的浸水情况下呼吸量一般有所下降的趋势。在浸水前各組卵之間有較大的差异；当时的室温比較高，根据以前观察的結果(图 3 及表 2)，我們假定本試驗中有半数以上的卵粒浸水到 10 天左右已告死亡；而被选择来做測定的、并且有較大呼吸量的可能最能适应水中生活的一部分卵粒。浸水到第 7 天和第 14 天的蝗卵，在分組測定时其呼吸量比較接近；但到第 21 天的蝗卵其耗氧量的范围变化較大，推其原因，可能是其中虽有一部分卵已濒于死亡，但另一部分卵由于具大的适应能力，在水中可进行不同程度的胚胎发育(表 1)，所以它們的耗氧量仍是比

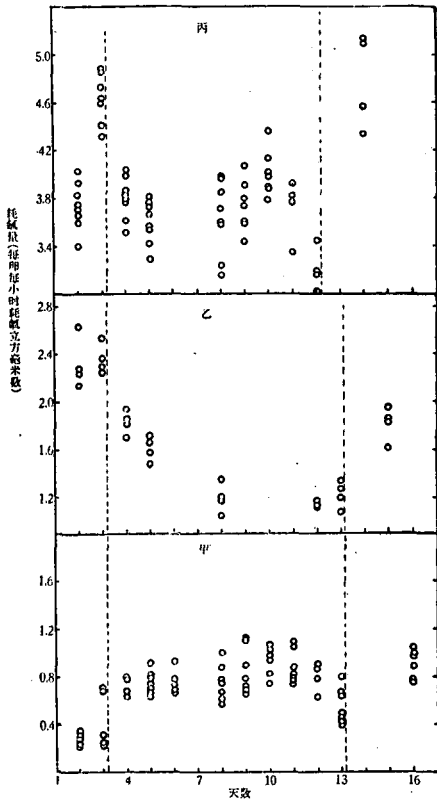


图 5 不同发育期蝗卵浸水 9—10 天 (从左虚线开始, 右虚线结束) 后, 取出重在 30°C 孵化的耗氧量变化

甲、原在 30°C 孵育 3 天后浸水；乙、原在 30°C 孵育 6 天后浸水；丙、原在 30°C 孵育 10 天后浸水

較高的^{*}。

(五) 水中含氧量对蝗卵死亡率的影响

水中空气的含量，一般决定于空气組分在当时的溶解分量，而后者又决定于該气体成分在水中的附吸系数，当时在水面分压的大小、温度、水的含盐量、以及水中能利用与排除該气体成分生物的存在与否等因素。当其他情况相同，氧、氮和二氧化碳气 3 种气体成分在水中的溶解度氧为氮的二倍，而二氧化碳气約为氧的 35 倍。在大气中此数种气体成分所占的体积百分比不同：氧約为 21%，氮約为 78%，而二氧化碳气仅为 0.03%；它們在大气中所占分压大小也以此为比例。由于各气体在水中的附吸系数不同，在溶解于水的空气中氧所占体积約 35%，氮的便相应地降低。当大气压为 760 毫米汞柱高时，氧的

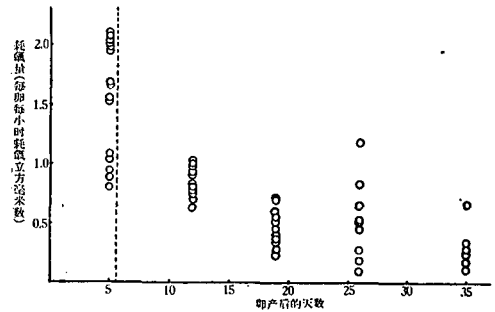


图 6 蝗卵在 30°C 孵育 5 天后在室温浸水 (从虚线开始) 在水中呼吸的改变

^{*} 浸水較久的蝗卵在卵粒内外是否有細菌等微生物的存在，因此影响所測定耗氧量的因素未能确定。

分压按比例为159毫米汞柱高,当温度为0、10、15、20、30℃及37℃时氧在每升水中所溶解的立方厘米数按次为10.27、7.98、7.17、6.51、5.48及5.01。当水中含有盐分时,氧的含量便相应地减少,例如水中含有2%的氯化钠,当温度为10℃或30℃时每升水中含氧的立方厘米数便从7.98或5.48下降为6.35或4.46。

蝗卵在浸水时须仗气体的扩散作用来摄取呼吸所需的氧气,和排除所产生的二氧化碳气。设其他情况相同,二氧化碳气在水中的溶解量及其在动物组织中和水中的扩散速度均较氧大,所以在其排除的过程中困难较小。因此,蝗卵在水中是否能进行正常的呼吸作用与水中含氧量的高低便有很大的关系。蝗卵既借扩散作用以摄取溶于水中的氧,在此过程中卵内外氧分压差的大小便有决定性的意义。据我们的测定^[2],产后再30℃孵育1、6和14天的蝗卵,每卵每小时的耗氧量按次为0.24、2.18和5.91立方毫米,折算成每克卵在每分钟的耗氧量按次为 5.7×10^{-4} 、 26.9×10^{-4} 和 66.0×10^{-4} 立方厘米。设卵在水中进行呼吸时在卵外面所需的氧分压为 C_0 ,那么

$$C_0 = \frac{Ar^2}{6D}$$

其中 A 为耗氧量(立方厘米/克/分钟), r 为卵半径(厘米), D 为氧的扩散系数,后者当温度为20℃时其数值在水中为 3.4×10^{-5} ,在肌肉中为 1.4×10^{-5} ,在几丁质中为 1.3×10^{-5} ^[6]。这公式也表明要使卵内部各处在这种耗氧率下能获得充分氧供应时,卵外环境中必须具有的氧浓度。蝗卵外面有卵包膜包围,在孵育初期卵黄占卵体积的绝大部分,当胚胎逐渐发育时卵黄的含量相应地减少,胚胎的组织相应地增加。氧在卵黄中的扩散系数曾被估计为在水中的10倍^[6],但在卵包膜和胚胎组织中的数值未被测定过;此外,当蝗卵在浸水时氧固然以溶于水中的状态进入卵内,但其详细的途径和机制尚未查明,因此 D 的数值目前难以确定。设 D 值在各发育期的蝗卵中大致相等,并且其倒数为 K ,那么 $C_0 = \frac{Ar^2}{6} \cdot K$,

由可求得不同发育期蝗卵在水中呼吸时,在卵外面所需氧分压的相对值。从已有的资料(产后再30℃孵育1、6和14天蝗卵的 A 值按次为 5.7×10^{-4} 、 26.9×10^{-4} 和 66.0×10^{-4} , r 值按次为0.055、0.075和0.081厘米)可计算出产后再30℃孵育1、6和14天蝗卵在水中呼吸时所需氧分压按比例为1:8.8:25.1。在同一温度下水中所含氧的量与其分压成正比例,由此可见,要使蝗卵在水中正常呼吸时,对已在发育中期的蝗卵必须比对初产卵含氧量高8.8倍,对将行孵化的蝗卵必须比对初产卵的高25.1倍。

蝗卵在自然情况下外围有胶囊包围,此胶囊由附腺分泌,系一种蛋白质的物质组成,其质松软,并且含有大量的空泡。当卵块在浸水时此种胶囊对卵呼吸所起的作用尚未查明;可能原在空泡中的空气紧贴于卵粒外面,其作用有如某些水生昆虫由体表毛状突起所形成的“气盾”。此外,卵块原产于土中,浸水后其周围湿土中的气体含量与水中气体含量有何不同也未查明。

为了明确水中气体含量对浸水蝗卵死亡率的影响,我们曾进行二项试验工作,今分述如下。

第一项试验用产后再30℃孵育3、6、10天和13天的蝗卵,依发育期分组,每组再分为三部分:第一部分的蝗卵用自来水在30℃恒温浸水5天,浸水前后均用 Winkler 方

法¹⁾ 測定水中的含氧量。浸水完畢後把卵粒放在濕潤的濾紙上孵育并記載孵化的日期和幼螞的數目,從而計算卵的孵化百分率。第二部分的蝗卵也用自來水在 30℃恆溫浸水,但先用打氣機打氣 1 小時,然後用 Winkler 方法測定其中的含氧量再放入蝗卵;以後每天打氣 1 小時,并在打氣前後各用 Winkler 方法測定其含氧量一次,經過 5 天後取出蝗卵,并以第一部分相同的處理求得其孵化百分率。第三部分蝗卵不浸水,只放在濕潤濾紙上在 30℃ 恆溫孵育以作比較。

表 9 列出此項試驗的結果。這項試驗是在冬季進行的,在試驗室情況下飼養的飛蝗所產卵此時孵化率一般較低,所以表 9 中所列出的數值只有相對的意義。從表中可以看出水中的含氧量顯然對浸水蝗卵的孵化率有影响,這種影响的大小隨蝗卵的發育期而不

表 9 不同發育期蝗卵在不同含氧量水中(水溫為 30℃)浸水 5 天後的孵化率比較

蝗卵发育期	卵粒总数	水中通气情形 A =每天打气 1 小时 B =不打气	水 中 平 均 含 氧 量								孵化率 (%)
			蝗卵浸水前		蝗卵浸水后		打 气 后		打 气 前		
			c.c./l	mg/l	c.c./l	mg/l	c.c./l	mg/l	c.c./l	mg/l	
3 天	490 450	A B	— 6.229	— 8.899	— 4.607	— 6.581	8.225 —	11.750 —	5.108 —	7.297 —	32 15
6 天	500 500	A B	— 6.110	— 8.729	— 3.131	— 4.473	7.865 —	11.235 —	3.986 —	5.694 —	68 60
10 天	540 500	A B	— 6.787	— 9.696	— 4.185	— 5.978	8.498 —	12.140 —	4.361 —	5.230 —	73 29
13 天	400 390	A B	— 6.360	— 9.085	— 2.713	— 3.875	7.704 —	10.573 —	3.760 —	5.371 —	22 0.5

同。在蝗卵浸水前自來水的含氧量變化較大,平均為每升含氧 6.37 立方厘米,打氣後的自來水中含氧量一般到達過飽和狀態,并且變化較小,平均為每升含氧 8.073 立方厘米。由所測定數值也可看到發育到晚期的蝗卵在水中攝取較多的氧氣,同時水中含氧量對其以後孵化率的影响最為明顯。就本試驗的結果可以看出對原來孵育到 13 天的最大,10 天的次之,3 天的又次之,6 天的最小。原在第 6 天發育期的蝗卵由於卵包膜的保护作用比較發達,故在浸水時水中含氧量的影响不明顯,可能也與此有關。由各組卵幼螞孵化的日期來看,浸水蝗卵的孵化期與對照組比較時均有延遲,但打氣與不打氣的區別不明顯。

第二項試驗是在實驗室情況下測驗靜水和流水對蝗卵在浸水時死亡率的影响。本實驗在冬季進行,所用的是自來水。圖 7 表明此實驗的裝置,A 和 B 是大型的過濾瓶,容量各為 5 升,下半截放入埋有卵塊的泥土;C 和自來水龍頭相接,是進水的地方,D 和 E 是橡皮管夾,可調節自來水進入瓶中的流量,F 是出水的地方。試驗時瓶內土中各埋入 20 塊

1) Winkler 測定水中含氧量的方法是在已知體積的水中先加過量的 $MnCl_2$ 溶液,再加過量的 Winkler 試劑 ($KOH+KI$)。 $MnCl_2$ 和 KOH 生成 $Mn(OH)_2$, 後者又與水中的 O_2 生成 $Mn(OH)_3$ 的沉淀。等待數分鐘使沉淀下降,然後加過量的濃鹽酸使沉淀溶解。這時 $Mn(OH)_3$ 還原為 $Mn(OH)_2$, 而使 KI 中的碘離子氧化為 I_2 。所放出 I_2 的量與水中的 O_2 成正比,用 $Na_2S_2O_3$ 的標準溶液滴定 I_2 , 從所需 $Na_2S_2O_3$ 的體積可以計算出水中的含氧量。
在川 Winkler 方法測定水中含氧量時記載了當時的水溫。一般在浸水前的水溫即當時的自來水溫度,約為 11—13℃。浸水後系由 30℃ 恆溫箱中取出,故水溫約為 28—29℃。

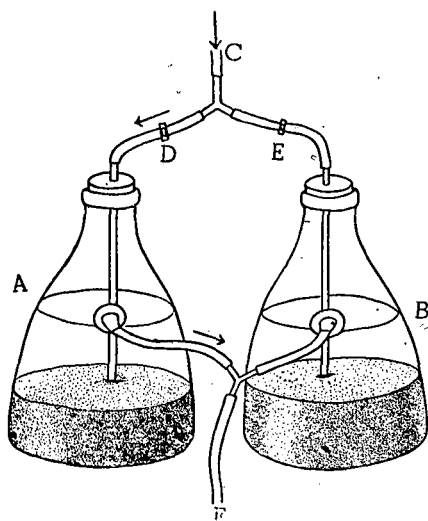


图7 测定蝗卵以静水和流水浸水时对死亡率影响的装置

相当于在 30℃ 孵育 6 天的蝗卵,徐徐由 C 引入自来水,实验期间水温变迁于 8—16℃ 之间。在通水一定时间之后 E 夹是关紧的,这使 B 瓶中的水流陷于停顿, D 夹的大小调节到一定程度,使 A 瓶中的水流大小相当于每分钟为 200 毫升,浸水共经 54 天,然后把土中卵块取出,把卵块内未败坏拣出,放在湿润滤纸上在 30℃ 孵育,并记录幼蛹孵化的日期和个数,从而计算孵化百分率。共进行了 2 次试验,第 1 次为 1955 年 11 月 1 日到 12 月 24 日,第 2 次为 1956 年 1 月 12 日到 3 月 6 日。表 10 列出试验的结果。以整卵块浸水时卵块内常有一部分卵粒在浸水后败坏特甚的,它们分散在卵块的不同部分,系原已死亡的(例如未受精卵或产后未经发育已死亡的卵),或因试验操作中受到损伤而在浸水期间死亡的,检查蝗卵在浸水后死亡率时,这部分除去一般不会影响试验的准确性。

从表中可以看出在流水中浸水的蝗卵孵化率较在静水中的高。蝗卵在浸水时虽埋没在土内,但也可因流水和静水含氧量的不同而影响蝗卵的死亡率。静水中和流水中的含氧量未曾测定和比较,可以想象在玻璃瓶中静置 54 天的水中,因微生物及蝗卵本身的呼吸作用含氧量是在逐渐减少的,而通有水流的玻璃瓶中水的含氧量因在不断更新,一般比静水的高(据以 Winkler 方法测定平均每升水中含氧 6.37 立方厘米,等于 9.1 毫克,见表 9)。

表 10 蝗卵在静水中和在流水中浸水时死亡率的比较

组 别 (浸水日期)	水的情况		蝗卵发育期		检查卵数	孵化天数 (30℃ 孵育) 浸水后在	孵化率 (%)
	静水或流水	水温范围 (℃)	浸水前	浸水后			
I (自 1955 年 11 月 1 日到 12 月 24 日)	静水	8—16	中期 (胚胎期 X)	与浸水前同	575	10 天—18 天	24.8
	流水	8—16	中期 (胚胎期 X)	与浸水前同	300	10 天—18 天	55.3
II (自 1956 年 1 月 12 日到 3 月 6 日)	静水	5—12	中期 (胚胎期 X)	与浸水前同	519	9 天—16 天	40.5
	流水	5—12	中期 (胚胎期 X)	与浸水前同	422	9 天—16 天	57.0

四、讨 论

东亚飞蝗既喜生长在长着禾本科杂草的低洼地区,并且,蝗卵既常有机会受到水淹,那么浸水对蝗卵胚胎发育和死亡的影响的问题,无论在实际上和在理论上均有重大的意义。这些问题的解决可提供解释飞蝗发生数量消长和时间早晚的理论根据,在对飞蝗的预测和防治方面都很重要。

当温度适宜时在不同发育期的蝗卵在水中可进行不同程度的胚胎发育,并可在水中生活到长短不一的时间;这在一方面既表明水中的环境对于习常在土壤中生活的虫期并

非絕不適宜,在另一方面也表明蝗卵本身對外界環境的改變能有相當大的適應能力,而且這種適應能力因卵本身的發育期而有差別。就蝗卵而言,當其在水中時所感受到的影响,除了其中含氧量較在多空隙的土壤中為低外,還有靜水壓力和水的穿透作用(Penetration);蝗卵外面原來既有多孔而質軟的膠囊包圍和保護,水深時所造成靜水壓力本身的作用,可能只表現於穿透作用方面,而這種作用所發生效应的大小,須視卵包膜的分隔作用和堅韌程度而定。發育早期蝗卵的卵包膜構造簡單,其所包括的卵殼和卵黃膜二部分都比較脆弱,它們一方面不足抵禦卵外水分向卵內的穿透作用,另一方面又經不住因水分進入卵內所造成的膨壓,在水中的卵粒因此時常可被過多的水分透入,造成破裂,或者卵內原有的有機結構或成分遭受破壞,促使卵內含物的變質或凝結;初產卵在水中常大量死亡,其原因似乎即在於此。發育中期蝗卵的卵包膜在卵黃膜下形成了漿膜表皮,這種次生的保護構造比較堅韌,很明顯地能經受得住較大的膨壓,並且能夠有效地抵制過多量水分的滲透作用,因此使卵免受水的物理性損害。發育到晚期的蝗卵由於漿膜表皮的消弱,在水中易於破裂,這時胚胎已完成對卵黃的包圍,並在體壁形成表皮,這種外形完整的胚胎在水中即使能脫離卵包膜,但極易溺斃。其次,水中的含氧量較低,並且和溫度的高低成為反的相關,但是蝗卵的耗氧量即與溫度成為正的相關。在普通的溫度下水的含氧量雖能满足發育早期蝗卵呼吸的需要,或勉強也能維持發育到中期蝗卵的需要,但對發育到晚期的蝗卵來講是絕對不夠的。不同種類昆蟲在氧氣缺乏的情況下能忍耐的能力各有不同,蝗卵在乏氧環境中的生活能力固然應該進一步研究,但在溫度較高時水的含氧量降低,穿透作用加強,而蝗卵的發育變快,耗氧量增加,這時水中環境的不利影响是顯而易見的。作者等曾觀察到在 30℃ 水中發育到將行孵化的蝗卵中的胚胎特點,原來應呈黑色的斑紋此時呈紅色,如果把此種卵從水中取出在空氣中放置 1 小時左右,便可見此種斑紋轉變成黑色。昆蟲體內黑色素,色原體在酪氨酸氧化酶的作用形成黑色素時需有氧參加,浸水蝗卵的胚胎體斑紋經久保持紅色,乃是表明水中含氧少,氧化作用無法進行。

根據以上所述,我們可以了解為什麼在發育中期的蝗卵最能適應水中的環境,在浸水時死亡率最低,而在發育初期和晚期的蝗卵適應水中生活的能力薄弱,浸水時死亡率高或極高的原因。蝗卵在自然情況下是以在發育中期的階段越冬的^[1],此時它們有比較發達的保護構造,在水中不易死亡,表明了蝗卵對環境適應的最重要的一方面。根據法國 Remaudiere 的觀察,適在休眠期的 *Locusta migratoria gallica* 的卵即使在溫度為 30℃ 的水中浸至 60 天,當其回復到適宜的環境中孵育時仍可有幼螞蟥孵出。我們以東亞飛蝗所得的結果與此不同:發育到中期的卵在 30℃ 的水中浸水時其有活期不會超過 30 天。推其原因在乎東亞飛蝗的卵無休眠現象,在 30℃ 這樣較高溫度的影响下即使在水中也能進行胚胎發育,以致造成卵從適應能力最高的中期發育階段進入適應能力轉弱的晚期階段,脫離其最有效的保護和適應機制而告死亡。反之,我們的試驗證明正在休眠階段的小車蝗和稻蝗的卵在 30℃ 水中能夠生活到 2 個月的時間,情形和 *Locusta migratoria gallica* 類似,原因似乎也在於這類卵因有休眠而停止發育,在溫度較高的水中仍長期保留其有效的保護和適應機制之故。因此也可見到東亞飛蝗的卵對水中生活的適應性由於無休眠期而減弱。

蝗卵經浸水後當回復到適宜環境中孵化期的延長因何而起目前頗難斷定,一般似乎在浸水時水中因氧缺乏等環境所產生的不良後果,需要一定時間方能恢復,這在發育到中

期和晚期的蝗卵中特別明显。有休眠期的蝗类的卵一般当胚胎发育到完成反向移动时进入休眠,我們試驗的結果表明东亚飞蝗的卵当发育到中期經較長時間的浸水,然后回复到适宜环境孵育,幼螬的孵化期有时可延长到数月之久,这表明蝗卵在此胚胎发育阶段能够长期滞育。东亚飞蝗的卵虽无真正的休眠現象,但这一特性仍然保持,在自然情况下能够延长飞蝗出現的时间,其意义值得重視的。

从蝗卵在浸水前后耗氧量变化的曲綫来看,显然可見,除在发育初期的蝗卵(图 4,产后当天浸水的和产后在 30℃ 孵育到 3 天的)外,其他发育期蝗卵在浸入水中之后耗氧量立刻有显著的下降。发育初期的蝗卵原有的耗氧量低,当浸入水中后仍能利用溶于水中的氧保持原有的呼吸量,并且在以后略有所提高,但比在适宜环境中发育的卵要低得多。这时是可以进行胚胎发育的。发育到中期和末期的蝗卵在水中經過一定的时间(約为 5—6 天),呼吸量也可略有提高,可能表明这时它們已能較好地适应水中生活,或者胚胎发育期已向前推进。蝗卵在不适宜的环境中其呼吸机制在生理上的适应性值得进一步研究。

根据本工作的結果,可見影响蝗卵浸沒在普通淡水中死亡率的环境因素中,其作用最显著是水的含氧量和水温,而前者复受到后者的影响。因此,在自然情况下蝗卵浸水时季节的因素十分重要:在冬天水温較低时蝗卵在水中虽可生活到数月之久,但在夏季水温較高时蝗卵的死亡率高。所以蝗卵长期浸在水中的情况下不能渡过夏天,这也說明蝗卵在水中可活到数年之久的傳說是和我們的試驗証据不相符合的。

五、总 結

东亚飞蝗的卵不論原来在何种胚胎发育期,当温度适合时在水中均可进行胚胎发育,但其进展的程度可因发育期及个体差异而有所不同。一般来講,原在发育初期的較原在发育中期和晚期的能有較大的进展。

在发育早期的和接近孵化的蝗卵,在水中易于破裂和死亡,所以如此的原因在发育早期的蝗卵是由于卵包膜的初生保护机构比較脆弱和不能抵御水的过分穿透作用,在接近孵化的蝗卵是由于卵包膜的次生保护机构为准备幼螬的孵化而消弱,同时胚胎的呼吸量比較高,水中的氧分压已不足維持正常的呼吸作用所致。在水中脱离卵包膜的幼螬一般总被溺毙。

发育到中期的蝗卵由于在卵包膜中形成了充分发达的次生保护机构,并且耗氧量比发育到晚期卵的低,所以比較能适应水中的环境。蝗卵适在胚胎发育到完成反向移动时越冬,这时对水的抵抗力最强。接近孵化的蝗卵对浸水的抵抗力最弱。不論在何种胚胎发育期的蝗卵,經浸水后回复到适宜环境中孵育时幼螬的孵化延迟,这在发育到中期的卵中可长达数月之久。

东亚飞蝗卵由于无真正的休眠現象,在温度为 30℃ 的水中不能活过 30 天,这和 *Locusta migratoria gallica* 不同,所以如此的原因在于前者即使在水中仍能进行胚胎发育,因此不能比較长期地保住原在发育中期时比較更有效的保护和适应机制之故。

除了蝗卵本身的发育期之外,影响其在浸水时死亡率的因素,最重要的是水中的含氧量和水的温度。在自然情况下,抵抗力最强的蝗卵在冬季浸水时由于温度低,水中含氧量

比較高,卵的呼吸作用比較弱,可以活到7—8月之久,但在夏季由於溫度的改變,蝗卵無法長期適應水中生活。至於蝗卵在水中可活到數年之久的傳說是和我們的試驗證據不相符合的。

参 考 文 献

- [1] 欽俊德等: 1954. 蝗卵的研究 I. 亞洲飛蝗蝗卵孵育期中胚胎形態變化的觀察及野外蝗卵胚胎發育期的調查。昆蟲學報 4 (4): 383—398。
- [2] 欽俊德等: 1956. 蝗卵的研究 II. 蝗卵在孵育時的變化及其意義。昆蟲學報 6 (1): 37—60。
- [3] 欽俊德: 1958. 蝗卵的研究 III. 蝗卵的失水及其耐乾能力。昆蟲學報 8 (3): 207—225。
- [4] Remaudière G: 1948. Sur la resistance des oeufs de *Locusta migratoria* L. ssp. *gallica* Rem. (phase grégaire) au Froid et a l'immersion. *Rev. de Path. vég. et d'Ent. Agric. de Fr.*, T. XXVII, fasc. 1, pp. 25—34。
- [5] Slifer, E. H.: 1949. Changes in certain of the grasshopper egg coverings during development as indicated by fast green and other dyes. *J. Exp. Zool.*, 110: 183—204。
- [6] Tuft, P. H.: 1950. The structure of the insect egg-shell in relation to the respiration of the embryo. *J. Exp. Biol.*, 26: 327—334。
- [7] Шумоков, Е. М. и Л. А. Яхимович 1950. Особенности эмбрионального развития азиатской саранчи (*Locusta migratoria* L.) в связи с некоторыми условиями внешней среды. *Зоол. Журнал*, 29 (4): 327—340。

STUDIES ON THE LOCUST EGG IV. THE SURVIVAL AND EMBRYONIC DEVELOPMENT OF THE LOCUST EGG UNDER WATER

CHIN CHUN-TEH, QUO FU, CHAI CHI-HUI & SHA CHA-YUN

(Institute of Entomology, Academia Sinica)

It is well known that the oriental migratory locust is used to breed in the waste drained river beds and the low lands adjacent to lakes and sea shores. When the water levels of the water bodies become raised in the autumnal months, these places would get overflowed; and the egg-pods which have been laid in these places are then subject to submersion for various lengths of time. The present work was carried out in the field as well as in the laboratory, with the view to clarifying what effects of immersion will have on the embryonic development of the eggs and how long they can survive under water.

Laboratory study showed that eggs in different developmental stages all could continue embryonic development under water so far as the temperature remained suitable. Aside from the individual difference which appeared to be considerable in the present study, the extent of development to which the eggs would proceed varied with the original developmental stages. It was seen that eggs originally in the early stages could develop better under water than those which were in the later stages. Eggs belonging to the former categories might absorb water and form serosal cuticle in the immersed condition. Some of the newly-laid eggs and the eggs containing fully-developed embryos would burst under water; but the half-developed eggs would never do so. This phenomenon is explained on the basis of the changes in the egg coverings as development proceeds. The newly laid eggs only possess the primary protective structure; thus sometimes they cannot withstand the superfluous penetration of water into the eggs. In the half-

developed eggs, very effective secondary protective structure has been formed; and thus the eggs can resist the penetration of water very well. Eggs containing mature embryos unexceptionally have their serosal cuticle partially digested to facilitate the hatching process; and they thus can break easily under water. The mature embryo thus released into water will soon be drowned. The adverse effect of immersion manifests in the delay of embryonic development when the eggs are restored to favorable environment for incubation.

The capacity of the eggs to survive immersion is considered to be dependent upon the following factors: (1) the developmental stages of the eggs; (2) the lengths of time immersed; (3) the temperature of the water; and (4) the gaseous contents of the water. In the laboratory, the most resistant stage was ascertained to be the half-developed eggs with their embryos just having completed anatrepsis. It is thought that their greater resistance is due to (1) the presence of the highly effective secondary protective structure in the egg coverings to withstand the penetration of water; and (2) the relatively low rate of oxygen consumption. Contrary to the results obtained by Remaudière with the eggs of *Locusta migratoria gallica*, it was found that the eggs of the oriental migratory locust could not survive immersion for one month when the water temperature was 30°C. The eggs of *Oedaleus* and *Oxya*, which would enter diapause when the embryos had completed anatrepsis, were found able to survive 60 days when immersed in water with a temperature of 30°C. That the eggs of the oriental migratory locust could not survive immersion at that temperature so long is explained on the basis of the fact that these eggs lack a diapause stage, which, when present, will occur when the embryos complete their anatrepsis with the secondary protective structure in the egg coverings fully developed. Thus these eggs when immersed in water will undergo embryonic development to that extent where the eggs enter the stage of much less resistance and thus are killed by immersion.

Water temperature in the present work appeared to play a very important role in deciding the mortality rate of the immersed eggs. It acts by changing the gaseous content of the water, raising the respiratory and developmental rates of the eggs, and increasing the penetrating power of water. Data from laboratory study show that the duration of survival can be prolonged when the water temperature is kept low. This was verified in the field study.

In China, the oriental migratory locust usually has two generations a year in most of the regions it is used to live. It was observed that the egg pods from the first generation (hoppers hatch in May; adults appear at the end of June to the middle of July) could not survive submersion in the summer months (i.e., June, July and August) for about 30 days, but could about 15 days. The half-developed eggs with greater resistance were observed able to survive better in waters with greater depths. Eggs from the second generation (hoppers hatch in July; adults appear in August to October) could survive submersion very well for one month in September, October, or November. It was found that egg pods submerged in water in early autumnal months could survive for 8—9 months and more than half of them could hatch in the next May. But the unsubmerged overwintering egg pods with eggs having started development in May could not survive one month under water. Overwintering eggs already submerged in water for longer time could not survive the summer months when the water temperature was relatively high.

The effect of immersion on the rate of oxygen consumption was investigated. It is seen that the suppression of respiration in eggs of earlier developmental stages was less conspicuous than that of the half-developed and fully-developed eggs. This could offer the explanation why the eggs originally in the earlier stages could develop better under water than those which were already in the later stages.

The gaseous content of water also appeared to be important in deciding the mortality rate of the eggs immersed in water. It is calculated that the eggs incubated at 30°C for 1, 6, and 14 days require partial pressures of oxygen dissolved in water with the ratio about 1:8.8:25.1 for normal respiration. Eggs immersed in well-aerated water could survive better than in the water with poor gaseous content.

From the results of the present study it seems more reasonable to assume that the overwintering eggs of the oriental migratory locust in the natural condition cannot survive more than one year in the submerged condition.